

## LE RÉGIME ALIMENTAIRE DU GUÊPIER D'EUROPE *MEROPS APIASTER* DANS LE PARC NATIONAL DE L'ICHKEUL (TUNISIE).

Faiza MARNICHE<sup>1</sup>, Jean-François VOISIN<sup>2</sup>, Salaheddine DOUMANDJI<sup>1</sup> & Belkacem BAZIZ<sup>1</sup>

**SUMMARY.** — *Diet of the European Bee-eater Merops apiaster in the Ichkeul National Park (Tunisia).* — The diet of the European Bee-eater was studied in April and May 1999 from a collection of 138 regurgitation pellets : 2862 preys were identified and allotted to 9 Arthropod orders. Globally, Hymenoptera insects were by far the most numerous with 66.1% of the preys. Diptera occupied the second position with 18.6%, followed by Coleoptera (10%), and the other orders were only marginally or exceptionally represented. Nevertheless, in April Coleoptera came second to the Hymenoptera, whereas it was by far the contrary in May. As a whole, during this two-month study the diet of the European Bee-eater in the Ichkeul Park was very broad and at the same time very specialized on Hymenoptera, although the proportion of Domestic Bees was relatively low in relation to other localities.

**RÉSUMÉ.** — Une étude du régime alimentaire du Guêpier d'Europe *Merops apiaster* (L., 1758) a été réalisée en avril et mai 1999 dans le Parc national de l'Ichkeul (Tunisie) à partir de 138 pelotes de réjection, dans lesquelles 2 862 proies ont été identifiées. D'une manière générale, ces dernières se répartissent entre 9 ordres d'Arthropodes, et les Hyménoptères y dominent largement (66,1 % des proies). Les Diptères viennent en second (12,6 %), suivis des Coléoptères (10 %), les autres ordres étant représentés de façon marginale, sinon exceptionnelle. Cependant, en avril, les Coléoptères précèdent les Diptères, alors que c'est largement l'inverse en mai. Dans l'ensemble, durant ces deux mois d'étude, le régime alimentaire du Guêpier d'Europe du parc de l'Ichkeul a été à la fois très large par le nombre des espèces-proies, et très spécialisé, mais la proportion des Abeilles domestiques y était relativement peu élevée en comparaison de ce que l'on sait d'autres localités.

---

Le Guêpier d'Europe (*Merops apiaster*) ou Chasseur d'Afrique comme on le connaît dans le Maghreb, est répandu dans l'Ancien Monde (Europe, Afrique du Nord, Sud-Ouest de Asie, extrême Sud de l'Afrique). Il niche du Sud de l'Europe et du Nord-Ouest de l'Afrique jusqu'au Nord de l'Inde, et passe l'hiver dans la plus grande partie de l'Afrique tropicale et dans l'ouest de l'Inde. Il est strictement insectivore et capture ses proies au vol (Dorst, 1971). Les études sur son régime alimentaire sont assez peu nombreuses (Bider, 1971 ; Bertrand, 1991 ; Fry *et al.*, 1992 ; Inglis *et al.*, 1993 ; Cramp *et al.*, 1994 ; Kerbirou, 1994), et en particulier aucune n'a encore été entreprise sur le régime alimentaire de la population du parc national de l'Ichkeul (Tunisie).

---

<sup>1</sup> Département de Zoologie Agricole et Forestière, Institut National Agronomique, El-Harrach, DZ-16200. Algérie.

<sup>2</sup> Département de Systématique et Evolution (Mammifères et Oiseaux), Muséum national d'Histoire naturelle, 55, rue de Buffon, F-75005 Paris.

## ZONE D'ÉTUDE ET MÉTHODES

### ZONE D'ÉTUDE

Le parc national de l'Ichkeul est situé dans la plaine de Mateur, à 75 km au nord de Tunis, et à 25 km au sud-ouest de Bizerte, entre les latitudes 37° 07' et 37° 12' Nord et les longitudes 9° 35' et 9° 44' Est, et au pied du Djebel Ichkeul qui culmine à 511 m d'altitude. Il englobe un massif montagneux isolé, le lac Ichkeul et des marais. Sa superficie est de 12 600 ha (Fig. 1). Il se trouve dans l'étage bioclimatique sub-humide à hiver doux, avec une moyenne annuelle des précipitations de 520 mm. Le mois le plus froid est décembre avec une température moyenne de 12,0°C, et le plus chaud est juillet avec une température moyenne de 30,6°C. Le lac Ichkeul est l'une des plus grandes zones humides de l'Afrique du Nord avec une superficie de 9 000 ha, et la surface des marais qui l'entourent varie de 4 000 à 5 000 ha suivant le niveau d'inondation (Bousquet, 1992). Ses alentours immédiats sont occupés soit par des exploitations agricoles, soit par des boisements mixtes de *Tamarix africana*, *Olea europea*, *Ceratonia siliqua*, *Pistacia lentiscus*, *Acacia* sp. et *Euphorbia dendroides*, espèce typique du parc.

### MÉTHODES

Les sorties sur le terrain se sont déroulées en avril et mai 1999 à l'intérieur du parc national de l'Ichkeul, notamment dans le Djebel et près du marais de Joumine (Fig. 1). L'analyse a porté sur 138 pelotes de réjection, dont 42 récoltées en avril et 96 en mai. Ces pelotes ont été disséquées après ramollissement à l'alcool, puis les pièces sclérotinisées ont été rassemblées séparément par affinité systématique dans des boîtes de Pétri afin de pouvoir estimer le nombre d'individus consommés par espèce-proie. Les déterminations spécifiques ont été réalisées au Laboratoire de Zoologie agricole de l'Institut national agronomique d'El-Harrach sous la direction du Professeur S. Doumandji.

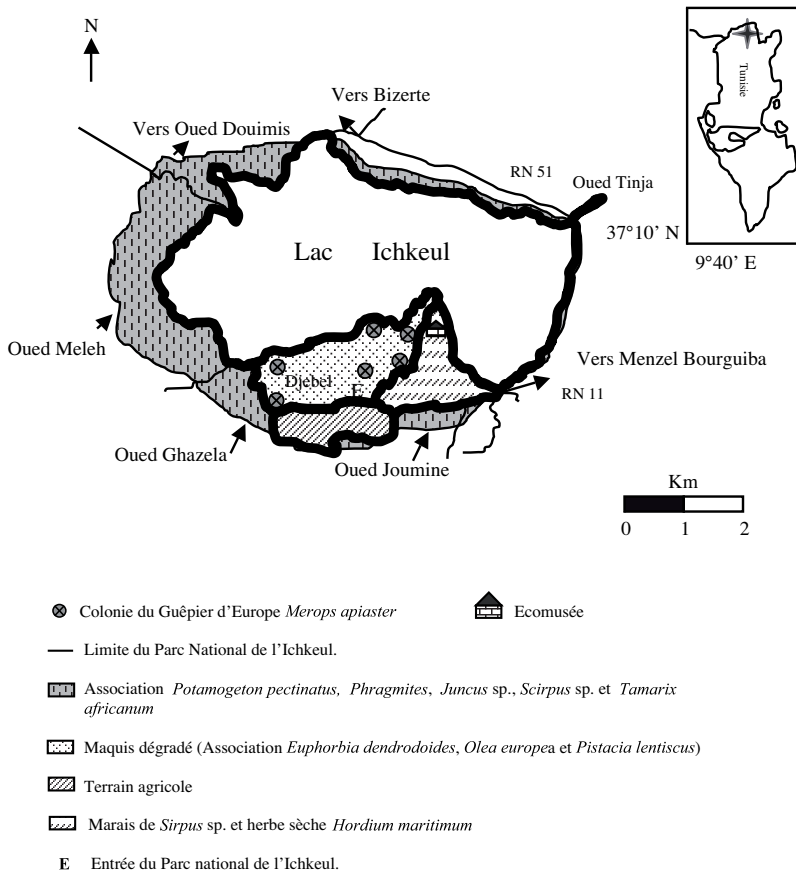


Figure 1. — Station de collecte des pelotes de réjection de *Merops apiaster* à l'intérieur du parc national de l'Ichkeul (Tunisie).

L'amplitude du régime alimentaire a été calculée en utilisant l'indice de Shannon-Weaver :  $H' = -\sum p_i \log_2 p_i$  où  $p_i$  est la probabilité de rencontrer l'espèce  $i$ , et est égal à  $n_i/N$ ,  $n_i$  étant le nombre d'individus de l'espèce  $i$  et  $N$  le nombre total des individus toutes espèces confondues (Bornard *et al.*, 1996).

L'indice d'équitabilité est le rapport  $E = H'/H'_{\max}$  de la diversité observée  $H'$  à la diversité maximale  $H'_{\max} = \log_2 S$ , où  $S$  est le nombre total d'espèces présentes (Blondel, 1979 ; Weesie & Belemsobgo, 1997).

## RÉSULTATS

### DIMENSION DES PELOTES DE RÉGURGITATION

Quarante-huit pelotes seulement sur les 138 étaient en suffisamment bon état pour être mesurées. Leurs dimensions variaient de 10 à 38 mm (moyenne :  $23,4 \pm 4,3$  mm) en longueur et de 6 à 14 mm (moyenne =  $11,6 \pm 1,5$  mm) pour le plus grand diamètre.

### AMPLITUDE DU RÉGIME ALIMENTAIRE

L'amplitude du régime alimentaire du Guêpier d'Europe dans le Parc national de l'Ichkeul est de  $H' = 3,8$  bits, valeur élevée qui reflète la grande variété des espèces d'arthropodes présentes (154) dans les pelotes pendant les deux mois d'étude avril et mai. L'équirépartition des espèces-proies est de 0,52, valeur éloignée de 1 et indiquant un déséquilibre (Doumandji & Doumandji-Mitiche, 1992). La taille des proies consommées varie de 1 (Acari : *Phytoseiidae*) à 67 mm (*Aeshnidae*) (Tab. I). Les proies les plus représentées appartiennent à deux catégories de tailles bien distinctes : 9 mm (*Onthophagus* sp), et 14-15 mm, correspondant à l'Abeille domestique (Tab. I).

TABLEAU I  
*Taille des proies du Guêpier d'Europe dans le parc de l'Ichkeul*

Taille (mm)	Nombre d'individus	Pourcentage
1	4	0,5
3	1	0,1
4	5	0,6
5	14	1,6
6	11	1,2
7	34	3,8
8	19	2,1
9	139	15,7
10	19	2,1
11	19	2,1
12	75	8,5
13	21	2,4
14	272	30,7
15	148	16,7
16	29	3,3
17	30	3,4
18	4	0,5
20	4	0,5
23	5	0,6
26	1	0,1
28	1	0,1
30	30	3,4
40	1	0,1
67	1	0,1
	887	100,0

### COMPOSITION DU RÉGIME ALIMENTAIRE DU GUÊPIER D'EUROPE DANS LE PARC NATIONAL DE L'ICHKEUL

Les 42 pelotes récoltées en avril 1999 renferment 825 proies, soit 19,6 en moyenne, et les 96 récoltées en mai de la même année 2 037, soit 21,2 en moyenne, ce qui n'est guère différent. Ces 2 862 proies au total se répartissent en deux classes, Arachnides et Insectes, ces derniers représentés à leur tour par 8 ordres, soit en tout 9 catégories systématiques (Tab. II & III).

TABLEAU II

Abondance relative (AR %) et nombre d'individus (ni) des proies du Guêpier d'Europe trouvées dans des pelotes de réjection dans le parc national de l'Ichkeul

Unités taxinomiques supérieures	Espèces	Paramètres	
		ni	AR (%)
<i>Arachnida</i>	<i>Phalangidae</i> sp.	53	1,85
	Acarien sp.	2	0,07
	Total	55	1,92
<i>Odonatoptera</i>	<i>Zygoptera</i> sp.	1	0,03
	<i>Lestes</i> sp.	3	0,10
	<i>Aeschnidae</i> sp.	1	0,03
	Total	5	0,17
<i>Orthoptera</i>	<i>Orthoptera</i> sp <sub>1</sub>	1	0,03
	<i>Orthoptera</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	Total	2	0,07
<i>Heteroptera</i>	<i>Eurygaster</i> sp.	2	0,07
	<i>Lygaeus equestris</i>	1	0,03
	<i>Centrocarenus spiniger</i>	1	0,03
	<i>Pentatominae</i> sp.	2	0,07
	<i>Coreidae</i> sp.	1	0,03
	Total	7	0,24
<i>Coleoptera</i>			
<i>Carabidae</i>	<i>Carabidae</i> sp <sub>1</sub>	1	0,03
	<i>Carabidae</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	<i>Carabidae</i> sp <sub>3</sub>	1	0,03
	<i>Carabidae</i> sp <sub>4</sub>	1	0,03
	<i>Macrothorax morbillosus</i>	1	0,03
<i>Harpalidae</i>	<i>Carterus</i> sp.	2	0,07
	<i>Carterus fulvipes</i>	1	0,03
	<i>Carterus intercepus</i>	1	0,03
	<i>Carterus rotundicollis</i>	2	0,07
	<i>Harpalus</i> sp.	3	0,10
	<i>Harpalus litigiosus</i>	1	0,03
	<i>Ophonus</i> sp.	1	0,03
	Total	16	0,56
<i>Dytiscidae</i>	<i>Dytiscidae</i> sp.	1	0,03
	<i>Cnemidotus rotundatus</i>	3	0,10
	Total	4	0,14
<i>Hydrophilidae</i>	<i>Hydrophilidae</i> sp.	1	0,03
	Total	1	0,03
<i>Staphylinidae</i>	<i>Staphylinidae</i> sp <sub>1</sub>	1	0,03
	<i>Staphylinidae</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	<i>Staphylinidae</i> sp <sub>3</sub>	1	0,03
	<i>Staphylinidae</i> sp <sub>4</sub>	1	0,03
	<i>Staphylinus</i> sp.	3	0,10
	<i>Quedius</i> sp.	6	0,21
	<i>Xantholinus</i> sp.	1	0,03
	<i>Ocypus olens</i>	1	0,03
	Total	15	0,52
<i>Histeridae</i>	<i>Hister major</i>	1	0,03
	Total	1	0,03

<i>Silphidae</i>	<i>Silpha opaca</i>	2	0,07
	<i>Thanatophilus sinuata</i>	2	0,07
	Total	4	0,14
<i>Dermestidae</i>	<i>Dermestes</i> sp.	1	0,03
	Total	1	0,03
<i>Coccinellidae</i>	<i>Hyperaspis algirica</i>	6	0,21
	Total	6	0,21
<i>Scarabeidae</i>	<i>Scarabeidae</i> sp.	1	0,03
	<i>Aphodius</i> sp <sub>1</sub>	3	0,10
	<i>Aphodius</i> sp <sub>2</sub>	4	0,14
	<i>Aphodius</i> sp <sub>3</sub>	4	0,14
	<i>Aphodius pallipes</i>	27	0,94
	<i>Onthophagus</i> sp <sub>1</sub>	6	0,21
	<i>Onthophagus</i> sp <sub>2</sub>	16	0,56
	<i>Onthophagus</i> sp <sub>3</sub>	1	0,03
	<i>Onthophagus taurus</i>	8	0,28
	<i>Bubas</i> sp.	1	0,03
	<i>Bubas bison</i>	1	0,03
	<i>Anisoplia floricola</i>	26	0,91
	<i>Rhizotrogus</i> sp.	1	0,03
	<i>Gymnopleurus geoffroyi</i>	11	0,38
	<i>Gymnopleurus sturmi</i>	1	0,03
	Total	111	3,88
<i>Cetoniidae</i>	<i>Cetonia</i> sp.	2	0,07
	<i>Cetonia cuprea</i>	2	0,07
	<i>Cetonia floralis</i> ab. <i>barbara</i>	1	0,03
	<i>Oxythirea squalida</i>	33	1,15
	Total	38	1,33
<i>Cantharidae</i>	<i>Lytta</i> sp <sub>1</sub>	5	0,17
	<i>Lytta</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	<i>Trichodes alvearius</i>	2	0,07
	Total	8	0,28
<i>Buprestidae</i>	<i>Buprestidae</i> sp.	3	0,10
	<i>Anthaxia</i> sp.	1	0,03
	<i>Agrilus</i> sp.	1	0,03
	<i>Sphenoptera rauca</i>	1	0,03
	Total	6	0,21
<i>Elateridae</i>	<i>Elateridae</i> sp <sub>1</sub>	30	1,05
	<i>Elateridae</i> sp <sub>2</sub>	2	0,07
	<i>Elateridae</i> sp <sub>3</sub>	2	0,07
	Total	34	1,19
<i>Tenebrionidae</i>	<i>Lichenum</i> sp.	3	0,10
	Total	3	0,10
<i>Cerambycidae</i>	<i>Cerambycidae</i> sp.	4	0,14
	<i>Agapanthia</i> sp.	4	0,14
	<i>Cartallum ebulinum</i>	1	0,03
	Total	9	0,31
<i>Chrysomelidae</i>	<i>Chrysomela banksi</i>	1	0,03
	<i>Cassida</i> sp.	7	0,24
	Total	8	0,28

<i>Curculionidae</i>	<i>Lixus algirus</i>	1	0,03
	<i>Ceuthorrhynchus</i> sp.	2	0,07
	<i>Sitona</i> sp.	1	0,03
	<i>Bangasternus sculus</i>	1	0,03
	Total	5	0,17
<i>Scolytidae</i>	<i>Scolytidae</i> sp.	1	0,03
	Total	1	0,03
	<i>Coleoptera</i> sp <sub>1</sub>	1	0,03
	<i>Coleoptera</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	Total	2	0,07
<i>Hymenoptera</i>			
<i>Formicidae</i>	<i>Formicidae</i> sp.	1	0,03
	<i>Tapinoma simrothi</i>	43	1,50
	<i>Crematogaster scutellaris</i>	1	0,03
	<i>Cataglyphis bicolour</i>	6	0,21
	<i>Messor barbarus</i>	4	0,14
	Total	55	1,92
<i>Apidae</i>	<i>Apis mellifera</i>	1 006	35,14
	<i>Bombus</i> sp.	30	1,05
<i>Andrenidae</i>	<i>Andrena</i> sp <sub>1</sub>	496	17,32
	<i>Andrena</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	<i>Andrena</i> sp <sub>3</sub>	2	0,07
	<i>Andrena</i> sp <sub>4</sub>	10	0,35
	<i>Andrena</i> sp <sub>5</sub>	1	0,03
	<i>Andrena</i> sp <sub>6</sub>	1	0,03
	<i>Andrena</i> sp <sub>7</sub>	1	0,03
	<i>Andrena</i> sp <sub>8</sub>	1	0,03
	<i>Andrena</i> sp <sub>9</sub>	2	0,07
<i>Halictidae</i>	<i>Lasioglossum</i> sp.	112	3,91
	<i>Halictidae</i> sp <sub>1</sub>	1	0,03
	<i>Halictidae</i> sp <sub>2</sub>	13	0,45
	<i>Halictidae</i> sp <sub>3</sub>	5	0,17
	<i>Halictidae</i> sp <sub>4</sub>	4	0,14
	<i>Halictidae</i> sp <sub>5</sub>	1	0,03
	<i>Halictidae</i> sp <sub>6</sub>	1	0,03
	<i>Halictidae</i> sp <sub>7</sub>	1	0,03
<i>Megachilidae</i>	<i>Rhodanthidium sculus</i>	7	0,24
	<i>Osmia tricornis</i>	1	0,03
<i>Xylocopinae</i>	<i>Xylocopinae</i> sp <sub>1</sub>	12	0,42
	<i>Xylocopinae</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
<i>Apoidea</i>	<i>Apoidea</i> sp <sub>1</sub>	17	0,59
	<i>Apoidea</i> sp <sub>2</sub>	4	0,14
	<i>Apoidea</i> sp <sub>3</sub>	2	0,07
	<i>Apoidea</i> sp <sub>4</sub>	1	0,03
	Total	1 734	60,58
<i>Sphecidae</i>	<i>Sphecidae</i> sp <sub>1</sub>	1	0,03
	<i>Sphecidae</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	<i>Bembex</i> sp.	5	0,17
	Total	7	0,25
<i>Vespidae</i>	<i>Vespa germanica</i>	4	0,14
	<i>Polistes gallicus</i>	8	0,28
	<i>Chrysis</i> sp.	1	0,03
	Total	13	0,45
<i>Eumenidae</i>	<i>Eumenidae</i> sp <sub>1</sub>	4	0,14
	<i>Eumenidae</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	<i>Eumenidae</i> sp <sub>3</sub>	1	0,03
	<i>Eumenidae</i> sp <sub>4</sub>	2	0,07
	<i>Eumenidae</i> sp <sub>5</sub>	1	0,03
	Total	9	0,31

<i>Ichneumonidae</i>	<i>Ichneumonidae</i> sp <sub>1</sub>	17	0,59
	<i>Ichneumonidae</i> sp <sub>2</sub>	32	1,12
	<i>Ichneumonidae</i> sp <sub>3</sub>	3	0,10
	<i>Ichneumonidae</i> sp <sub>4</sub>	3	0,10
	<i>Ichneumonidae</i> sp <sub>5</sub>	3	0,10
	<i>Ichneumonidae</i> sp <sub>6</sub>	3	0,10
	<i>Ichneumonidae</i> sp <sub>7</sub>	1	0,03
	Total	62	2,17
<i>Pompilidae</i>	<i>Pompilidae</i> sp <sub>1</sub>	2	0,07
	<i>Pompilidae</i> sp <sub>2</sub>	2	0,07
	<i>Pompilidae</i> sp <sub>3</sub>	2	0,07
	<i>Pompilidae</i> sp <sub>4</sub>	1	0,03
	Total	7	0,24
<i>Scoliidae</i>	<i>Scoliidae</i> sp <sub>1</sub>	1	0,03
	<i>Scoliidae</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	Total	2	0,07
<i>Hymenoptera</i>	<i>Hymenoptera</i> sp <sub>1</sub>	1	0,04
	<i>Hymenoptera</i> sp <sub>2</sub>	1	0,04
	Total	2	0,07
<i>Nevroptera</i>	<i>Ascalaphidae</i> sp.	84	2,93
	Total	84	2,93
<i>Lepidoptera</i>	<i>Noctuidae</i> sp <sub>1</sub>	1	0,03
	<i>Noctuidae</i> sp <sub>2</sub>	3	0,10
	<i>Zeuzya pyrina</i>	1	0,03
	<i>Pieridae</i> sp.	1	0,03
	<i>Rhopalocera</i> sp.	7	0,24
	Total	13	0,45
<i>Diptera</i>	<i>Calliphoridae</i> sp.	1	0,03
	<i>Cyclorraphe</i> sp <sub>1</sub>	4	0,14
	<i>Cyclorraphe</i> sp <sub>2</sub>	2	0,07
	<i>Syrphidae</i> sp <sub>1</sub>	9	0,31
	<i>Syrphidae</i> sp <sub>2</sub>	1	0,03
	<i>Tabanidae</i> sp <sub>1</sub>	306	10,69
	<i>Tabanidae</i> sp <sub>2</sub>	201	7,02
	<i>Tabanidae</i> sp <sub>3</sub>	3	0,10
	<i>Lucilia</i> sp.	5	0,17
	<i>Diptera</i> sp.	1	0,03
	Total	533	18,62
Total	154 espèces	2 862	

TABLEAU III

Effectifs (ni) et abondance relative (AR) des proies (au niveau de l'ordre) trouvées dans les pelotes de réjection du Guêpier d'Europe dans le parc national de l'Ichkeul en avril et mai 1999

Ordres	Mois	Avril 1999		Mai 1999	
		ni	AR (%)	ni	AR (%)
<i>Arachnida</i>		1	0,12	54	2,66
<i>Odonatoptera</i>		-	-	5	0,25
<i>Orthoptera</i>		-	-	2	0,10
<i>Heteroptera</i>		3	0,36	4	0,20
<i>Coleoptera</i>		124	15,0	148	7,3
<i>Hymenoptera</i>		733	88,8	1 199	58,6
<i>Nevroptera</i>		1	0,12	83	4,09
<i>Lepidoptera</i>		3	0,36	10	0,49
<i>Diptera</i>		11	1,32	522	25,73
Total		825		2 037	

Présents dans pratiquement toutes les pelotes et représentant les deux-tiers des proies (Tab. II, III & IV), les Hyménoptères sont de loin les plus fréquents et les plus abondants. Les Abeilles domestiques, en particulier, sont pratiquement omniprésentes, tout en ne représentant qu'un peu plus du tiers des proies. Chacune des deux espèces de Diptères *Tabanidae* les plus fréquentes est présente dans à peu près une pelote sur deux, mais elles ne comptent ensemble que pour un peu moins de une proie sur cinq. Hyménoptères et Diptères représentent ensemble 90,1 % des proies des guépriers de l'Ichkeul en avril et 84,3 % en mai.

Même présente dans les trois quarts des pelotes, la fourmi *Tapinoma simrothi* ne peut être considérée que comme une proie accessoire car son abondance est de moins de 5 %. D'une manière générale d'ailleurs, les Hyménoptères *Formicidae* sont peu fréquents et peu abondants. Les autres espèces de proies, très nombreuses, ne sont représentées que par un très petit pourcentage d'individus (Tab. II), quoique un certain nombre d'entre elles ait une fréquence notable, supérieure à 10 % (Tab. III & IV).

TABLEAU IV

Fréquences d'occurrence (FO %) des proies les plus abondantes du Guéprier d'Europe dans des pelotes de réjection récoltées dans le parc national de l'Ichkeul

Ordres	Espèces	FO %
<i>Coleoptera</i>	<i>Aphodius pallipes</i>	17,39
	<i>Onthophagus</i> sp <sub>2</sub>	10,87
	<i>Anisoplia floricola</i>	14,49
	<i>Oxythirea squalida</i>	18,12
<i>Hymenoptera</i>	<i>Tapinoma simrothi</i>	6,52
	<i>Apis mellifera</i>	97,83
	<i>Bombus</i> sp.	17,39
	<i>Andrena</i> sp <sub>1</sub>	75,36
	<i>Lasioglossum</i> sp.	41,30
	<i>Apoidea</i> sp <sub>1</sub>	11,59
	<i>Ichneumonidae</i> sp <sub>1</sub>	11,59
	<i>Ichneumonidae</i> sp <sub>2</sub>	15,94
<i>Nevroptera</i>	<i>Ascalaphidae</i> sp.	23,19
<i>Diptera</i>	<i>Tabanidae</i> sp <sub>2</sub>	57,25
	<i>Tabanidae</i> sp <sub>3</sub>	50,00

D'une manière générale, des espèces de grande taille comme les *Xylocopinae* et les *Scolidae* sont très peu représentées. Les Névroptères, uniquement représentés par des *Ascalaphidae*, ne comprennent qu'un très petit nombre d'individus (moins de 3 % des proies), ce qui est à mettre en relation avec les faibles effectifs des Odonates, qui ont une morphologie et un vol similaires à ceux des ascalaphes.

Le test du  $\chi^2$  montre des différences significatives entre les pourcentages des proies capturées en avril et mai, exprimées par catégories taxinomiques ( $\chi^2 = 37,43$ , ddl = 7,  $p < 0,001$ ) (Tab. III). Ainsi, en avril, les proies capturées appartiennent à sept catégories taxinomiques, dont la mieux représentée est l'ordre des Hyménoptères avec presque neuf proies sur dix, suivi des Coléoptères (environ une proie sur six) et les Diptères, finalement bien peu représentés avec environ une proie sur dix.

Les proies capturées au mois de mai se répartissent en neuf catégories, parmi lesquelles les Hyménoptères sont toujours les mieux représentés, avec nettement plus de la moitié des individus. L'ordre des Diptères arrive cette fois en second, avec un quart des proies, puis les Coléoptères qui ne comptent plus que pour un total très faible, presque négligeable, à peine supérieur à celui des Névroptères.



## DISCUSSION

Le régime alimentaire des guêpiers du lac Ichkeul est donc à la fois très varié et très spécialisé, fortement dominé par deux groupes taxinomiques, Hyménoptères Apoïdes, notamment Abeilles domestiques, et Diptères Tabanides (Tab. II & III). Pour ces espèces qui sont à la fois abondantes et fréquentes dans les pelotes, mais pas particulièrement sur les lieux de gagnage, on peut sans doute parler de choix. Au contraire, pour les espèces peu nombreuses et très fréquentes on ne peut guère invoquer que l'opportunisme, le guêpier palliant l'insuffisance de ses proies préférées en capturant des insectes volants qu'il trouve au hasard de ses affûts. C'est évidemment encore plus le cas pour les espèces à la fois peu fréquentes et peu nombreuses. Dans ce cas la fréquence rend surtout compte de la probabilité qu'ont les guêpiers de rencontrer telle ou telle espèce d'insecte volant. Ces conclusions sont confortées par la valeur élevée de l'indice de Shannon et par celle, éloignée de 1, de l'équirépartition, comme nous l'avons vu plus haut.

Les Guêpiers d'Europe du lac Ichkeul ont un régime alimentaire très semblable à celui de leurs congénères d'autres parties du monde (Fry, 1983) (Tab.V). Partout, sauf au sultanat d'Oman, les Hyménoptères dominent. La proportion d'abeilles domestiques consommées est très variable selon les régions, passant de 54 % en baie d'Audierne (Bretagne, Kerbiriou, 1994) et 52,5 % en Sardaigne (Italie centrale, Galeotti & Inglis, 2001) à 12 % dans l'est de l'Autriche (Ursprung, 1979) (Tab.VI). Borchert (1970) l'estime même à 70-80 % dans ses localités du sud de l'Allemagne. Avec un peu plus du tiers des proies, cette proportion peut être considérée comme une bonne moyenne chez nos guêpiers de l'Ichkeul.

Cette tendance à sélectionner les Hyménoptères, et surtout les abeilles, n'est pas le propre du Guêpier d'Europe, même si elle est particulièrement développée chez lui ; on la retrouve chez toutes les autres espèces de guêpiers, et Fry (1983) n'hésite pas à écrire que l'évolution des Méropidés est inextricablement liée au développement de leur spécialisation alimentaire aux dépens des abeilles. Contrairement à ce qui est généralement observé en d'autres localités (Fry, 1984), les Guêpiers d'Europe du lac d'Ichkeul capturent peu d'Hyménoptères autres que les Abeilles domestiques, si l'on excepte une espèce d'*Andrenidae* ; les bourdons (*Bombus* sp.) sont particulièrement peu représentés dans leur régime, ainsi que les fourmis (Tab. II & VI), ce qui est curieux étant donné l'attrait que les fourmis volantes exercent sur de nombreux oiseaux. Il doit surtout s'agir là d'une question de disponibilité locale relative des proies, hypothèse confortée par le fait que, au mois d'avril, la proportion d'Hyménoptères est très supérieure (88,8 %) à ce qu'elle est en mai (58,6 %), quand la faune entomologique est beaucoup plus diversifiée. Une autre raison de l'abondance assez faible des abeilles dans le régime alimentaire de nos guêpiers serait qu'il s'agit d'une espèce s'éloignant relativement peu de ses sites de nidification (Fry, 1984), et que les ruches du lac Ichkeul sont situées à 7 km de ces derniers.

Le rôle de la disponibilité locale des proies est encore illustré par la fréquence relative des Diptères dans les pelotes : de négligeables en avril, ils deviennent seconds en nombre en mai (Tab. III). Ils sont essentiellement représentés par des Tabanides, dont la taille correspond à celle des proies habituellement recherchées par les guêpiers. Les taons sont, comme on le sait, très attirés par le bétail, mais nous n'avons jamais remarqué que les guêpiers de l'Ichkeul recherchaient particulièrement la présence de ce dernier, vaches et buffles domestiques, qui pâturent autour du marais de Joumine.

Les Odonates ne figurent que pour une part négligeable parmi les proies des guêpiers de l'Ichkeul, alors que, dans de nombreuses autres localités, cet ordre est des plus consommés et vient, avec les Diptères, juste après les Hyménoptères (Fry, 1984) (Tab.V). Il peut s'agir d'une variation annuelle ou saisonnière car, pour la Camargue, Christof (1990) et Biber (1971) indiquent des proportions aussi différentes que 7 et 50 %. C'est peut-être aussi une conséquence de ce que la colonie se trouve à sept kilomètres du lac Joumine, même si les Odonates y sont nombreux et comprennent des espèces comme *Anax parthenope*, *Anax imperator* et divers *Sympetrum* capables de s'éloigner considérablement de l'eau.

Les Coléoptères sont également peu représentés (15 % en avril et 7,3 % en mai), alors que la plupart des études les donnent comme abondants dans le régime alimentaire du Guêpier d'Europe, leurs restes pouvant même dépasser en nombre ceux des Odonates dans les pelotes de réjection (Fry, 1984) (Tab.V). Dans une population du sultanat d'Oman même, ils dépassaient

TABEAU V  
Régime alimentaire du Guêpier d'Europe en différentes localités, par ordres taxinomiques

Régions	Europe								Asie
Pays	France								Sultanat d'Oman
Référence	Centre d'Italie	S. Espagne	Baie d'Audierne	Ariège	Camargue	E. Autriche	Roumanie	Danemark	Kossenko & Fry
Période d'étude	Inglisa <i>et al.</i>	Herrera & Ramirez	Kerbiriou	Bertrand	Christof	Biber	Ursprung	Larsen	1998
	1993	1974	1994	1991	1990	1971	1979	1949	
<i>Hymenoptera</i>	70%	69,4%	75%	47,9%	58%	-	82,8%	72%	32,2%
<i>Coleoptera</i>	-	21,0%	10%	17,7%	32%	-	6,5%	25%	42,7%
<i>Odonatoptera</i>	-	9,5%	9%	24,0%	7%	50%	6,6%	2%	10,5%
<i>Orthoptera</i>	-	9,5%	-	3,1%	-	-	-	-	-
<i>Hemiptera</i>	-	9,5%	-	-	-	-	4,1%	-	-
<i>Homoptera</i>	-	-	-	1,0%	-	-	1,6%	-	-
<i>Diptera</i>	-	-	-	6,3%	-	-	4,1%	-	-
Divers	-	-	6%	-	3%	-	-	1%	-

TABLEAU VI

Régime alimentaire du Guêpier d'Europe en différentes localités, par espèces

Région	Europe								Asie	
	Pays	Centre Italie	Sud Espagne	France		Sud Allemagne	Est Autriche	Roumanie		Danemark
Baie d'Audierne				Camargue						
Référence	Inglisa <i>et al.</i>	Galeotti & Inglisa	Herrera & Ramirez	Kerbirou	Lessells	Bochert	Ursprung	Korodigál & Libus	Larsen	Kossenko & Fry
Période d'étude	1993	2001	1974	1994	1998	1970	1979	1968	1949	1998
Espèces et Familles										
<i>Apis</i> sp.	-	-	-	54,5%	-	-	-	-	-	-
<i>Apis mellifera</i>	-	52,5%	51,6%	-	-	70-80%	12,5%	28,8%	44%	-
<i>Bombus</i> sp.	-	-	-	19,2%	-	-	55,3%	33,2%	16%	-
<i>Apocrita aculata</i>	64,4%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Apidae</i>	50,1%	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vespidae</i>	-	-	-	-	0,01%	-	13,6%	-	-	-
<i>Formicidae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	15,3%
<i>Silpha carinata</i>	-	-	-	10,5%	-	-	-	-	-	-
<i>Shaeridium scaraboeoides</i>	-	-	-	10,5%	-	-	-	-	-	-
<i>Anax imperator</i>	-	-	-	3,5%	-	-	-	-	-	-
<i>Coenagrionidae</i>	-	-	-	3,5%	-	-	-	-	-	-
<i>Papilio machaon</i>	-	-	-	5,2%	-	-	-	-	-	-

tous les autres ordres en proportion (Kossenko & Fry, 1998, Tab.VI). On peut aussi noter la présence dans les pelotes d'un petit nombre d'individus appartenant à des espèces terrestres, parfois de belle taille (Arachnides, *Eurygaster*, *Macrothorax morbillosus*). Ce genre de proies est exceptionnel chez les guêpiers en général (Fry, 1984) et on peut se demander comment ils les obtiennent. Une possibilité serait qu'ils les capturent lorsqu'ils sont à terre dans leurs colonies.

La valeur élevée de l'amplitude alimentaire du Guêpier d'Europe de l'Ichkeul (3,8 bits) confirme la largeur de son spectre alimentaire, alors que la valeur moyenne de l'équirépartition de ses proies (0,52) confirme, elle, sa spécialisation. La prédominance des Hyménoptères et des Diptères au détriment des autres ordres, ainsi que la proportion relativement peu élevée des Abeilles domestiques constituent l'originalité du régime alimentaire de cette population. Cette originalité résulte elle-même des disponibilités alimentaires que le parc de l'Ichkeul offre aux guêpiers, et pourrait bien changer si le milieu se trouvait modifié. Il serait en particulier prudent de ne pas trop rapprocher les ruches de la colonie. Les différences significatives entre la composition du régime alimentaire des guêpiers de l'Ichkeul en avril et en mai sont bien évidemment le reflet des différences en proies disponibles pour ces oiseaux pendant ces deux mois, et illustrent une fois de plus l'opportunisme de l'espèce.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions M. A. El Hili, professeur en physique nucléaire à la Faculté des sciences de Tunis et président de l'association des « Amis des oiseaux » de Tunis, M. A. Allouche, président de l'association des « Amis des oiseaux » de Bizerte, et Mme I. Allouche pour leur facilitation de l'accès au Parc national de l'Ichkeul et pour leurs conseils, ainsi que M. M. Garbaya, chef de service des parcs nationaux de Tunis à la direction générale des Forêts au Ministère de l'agriculture de Tunis. Nous tenons aussi à remercier M. le Professeur A. Jarraya au département d'entomologie de l'Institut N.A.T de Tunis qui nous a permis l'accès à la collection d'insectes Normand. Nos remerciements vont aussi à tout le personnel du parc, notamment à son Directeur, M. M. Dougi, à son Responsable M. H. El-Ghezouani, à M. Azzouz, responsable de l'écomusée, ainsi qu'à M. F. Khelil, M. Faecel, Melle Nabiha, et aux gardes-forestiers MM. B. Ben Ali Nagati, Omer, R. Daouadi, Mouhamed, Kamel et D. May pour leur aide sur le terrain.

## RÉFÉRENCES

- BERTRAND, A. (1991). — Notes sur le régime alimentaire du Guêpier (*Merops apiaster*) en Ariège pendant la période de reproduction. *Ariège Nature*, 1: 67-72.
- BIBER, O. (1971). — Contribution à la biologie de reproduction et à l'alimentation du Guêpier d'Europe *Merops apiaster* en Camargue. *Alauda*, 39: 209-212.
- BORNARD, A., COZIC, P. & BRAU-NOGUE, C. (1996). — Diversité spécifique des végétations en alpage. Influence des conditions écologiques et des pratiques écologiques. *Ecologie*, 27: 103-115.
- CHRISTOF, A. (1990). — *Le Guêpier d'Europe*. Point Vétérinaire, Maisons-Alfort.
- DOUMANDJI, S. & DOUMANDJI-MITICHE, B. (1992). — Relation trophique insectes-oiseaux dans un parc du littoral algérois (Algérie). *Alauda*, 60: 274-275.
- FRY, C.H. (1983). — Honeybee predation by bee-eater. With economic considerations. *Bee world*, 64: 65-78.
- FRY, C.H. (1984). — *The Bee-eaters*. T & AD Poyser, Calton.
- GALEOTTI, P. & INGLISA, M. (2001). — Estimating predation impact on honeybees *Apis mellifera* L. by European Bee-eaters *Merops apiaster* L. *Rev. Ecol. (Terre et vie)*, 56: 373-388.
- HERRERA, C.M. & RAMIREZ, A. (1974). — Food of bee-eaters in southern Spain. *Br. Birds*, 67: 158-164.
- INGLISA, M., GALEOTTI, P. & VIGNA TAGLIANTI, A. (1993). — The diet of a coastal population of European bee-eaters (*Merops apiaster*) compared to prey availability (Tuscany, central Italy). *Bol. Zool.*, 60: 307-310.
- KERBIRIOU, C. (1994). — Approche du régime alimentaire du Guêpier d'Europe *Merops apiaster* en Baie d'Audierne. *Ar Vran*, 5: 4-7.
- KORODIGÁL, I. & LIBUS, A. (1968). — Beiträge zur Kenntnis der Brutnahrung des Bienenfressers (*Merops apiaster* L.). *Abhandl. Bericht. Staatl. Mus. Tierkde Dresden*, 29: 95-102.
- KOSSENKO, S.M. & FRY, C.H. (1998). — Competition and coexistence of the European Bee-eater *Merops apiaster* and the Blue-cheeked Bee-eater *Merops persicus* in Asia. *Ibis* 140: 2-13.
- LARSEN, A. (1949). — Breeding Bee-eaters (*Merops apiaster* L.) on the Island Bornholm in Denmark. *Dansk ornith. For. Tidsskr.*, 43: 129-149.
- LESSELLS, K. (1998). — Le Guêpier d'Europe. *Science et Nature*, 88: 40-53.
- URSPRUNG, J. (1979). — On the feeding-biology of bee-eaters in eastern Austria. *Egretta*, 22: 4-17.
- WESIE, P.D.M. & BELEMSOBOGO, U. (1997). — Les rapaces diurnes du Ranch de gibier de Nazinga (Burkina Faso). *Alauda*, 65: 263-278.